

Le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia)

Par J.-P. AIROLDI

Station fédérale de Recherches agronomiques de Changins, Nyon, Suisse

Réception du Ms. 17. 3. 1975

Introduction

Il existe chez *Arvicola terrestris* (L.) deux formes principales qui se distinguent avant tout par leurs moeurs, mais également par certains aspects morphologiques. La forme aquatique, dont de nombreuses sous-espèces ont été décrites, est liée aux cours d'eau et aux eaux stagnantes. En Suisse, au nord des Alpes, ne se rencontre qu'une forme fouisseuse qui vit dans les prairies, les pâturages, les vergers et les jardins potagers et que, d'après MEYLAN et al. (1971), nous devons rattacher à la sous-espèce *A. t. scherman* Shaw. Les dégâts occasionnés par le campagnol terrestre ayant une importance économique non négligeable, la présente étude est une contribution à une meilleure connaissance de sa biologie et de son écologie en vue d'envisager une lutte plus efficace contre ce ravageur.

La recherche bibliographique que nous avons entreprise (AIROLDI et MEYLAN 1974) montre qu'un grand nombre de travaux contiennent des données concernant le terrier du campagnol terrestre. Toutefois, dans la plupart des cas, ces informations ne découlent pas d'études systématiques mais sont plutôt le fruit d'observations isolées ou reprises d'autres auteurs. Ces publications sont souvent destinées à la vulgarisation agricole et ne font pas toujours preuve d'une grande rigueur scientifique.

Le nombre de travaux s'attachant uniquement à l'étude du terrier ou donnant, dans le cadre d'une monographie sur *Arvicola terrestris* L., une bonne description des réseaux de galeries, est assez restreint. Nous retiendrons en particulier les travaux de DYCKERHOFF (1925), MEHL (1939), EDER (1948), HOLISOVA (1956), BERNARD et BOLLAERTS (1960), VAGT (1960), HAMAR et MARIN (1962), HAMAR et al. (1965) et MESCH (1969). Cependant, aucun des auteurs cités, à part HOLISOVA (1956) et HAMAR et MARIN (1962), n'a entrepris une étude comparative des terriers en vue de dégager certaines lignes directrices quant à leur structure.

Matériel et méthodes

De mai 1973 à mars 1974, nous avons ouvert un total de 36 terriers, dont la liste figure au Tableau 1. On peut classer les localités en trois groupes principaux:

1. le Jura: 15 relevés, altitudes d'environ 1000 m
2. le Plateau: 19 relevés, altitudes se situant entre 400 et 700 m
3. les Alpes: 2 relevés, altitudes de 900 et 1800 m

Les différents types de végétation, figurant dans la colonne D du Tableau 1, ont été définis comme suit:

- a. pâturages: avec un éventail d'espèces végétales assez grand sur sols généralement maigres et peu profonds
- b. prairies de montagne: avec un nombre d'espèces déjà plus réduit sur sols plus fertiles

Tableau 1

Liste des localités et des terriers étudiés

A = No du terrier; B = localité; C = altitude; D = type de végétation (a. pâturage, b. prairie de montagne, c. prairie grasse, d. verger). E = date du relevé; occupation: 1 = adultes, 2 = subadultes, 3 = jeunes, 4 = total

A	B	C	D	E	1		2		3		4
					♂	♀	♂	♀	♂	♀	
1	La Chaumette, Bassins	VD 960 m	a	17-18.5.73	1	1				2	4
2	La Chaumette, Bassins	VD 980 m	a	22.5.73				1			1
3	La St-George, St-George	VD 1090 m	a	27+28.9+1.10.73	1	1					2
4	La St-George, St-George	VD 1090 m	a	28.9+1.10.73	1	1					2
5	La St-George, St-George	VD 1090 m	a	2.10.73	1			2			3
6	La St-George, St-George	VD 1080 m	a	6-13.11.73	1	1		1			3
7	Col du Mollendruz, Mont-la-Ville	VD 1180 m	a	25. 5.73	1						1
8	Col du Mollendruz, Mont-la-Ville	VD 1180 m	a	29-30.5.73	1		1		2	3	7
9	Le Cerneux-Péquiqnot	NE 1080 m	b	18.7.73	1				4	1	6
10	Le Cerneux-Péquiqnot	NE 1080 m	b	19.7.73	1	1					2
11	Le Cerneux-Péquiqnot	NE 1080 m	b	1.8.73	1	1					2
12	Le Cerneux-Péquiqnot	NE 1080 m	b	10.8.73	1	1					2
13	Le Cerneux-Péquiqnot	NE 1080 m	b	10-11.10.73			1	1			2
14	Le Cerneux-Péquiqnot	NE 1080 m	b	10-11.10.73	1	2	1				4
15	Prévondavaux, St-Oyens	VD 740 m	c	9.10.73	1	1					2
16	Changins, Duiller	VD 440 m	c	1.7.73	1	1					2
17	Changins, Duiller	VD 440 m	c	3.7.73			1	1			2
18	Changins, Duiller	VD 440 m	c	12.7.73	1	1					2
19	Changins, Duiller	VD 440 m	c	19.11.73	1	1					2
20	Prangins	VD 420 m	c	26+27.2.74	1	1	2				4
21	La Pièce, Gilly	VD 440 m	c	22+23.1.74	1	1					2
22	Gollion	VD 520 m	d	13+16.7.73	1	1			3	2	7
23	Cortailod	NE 440 m	d	6-8.6.73	1				1	4	6
24	Cortailod	NE 440 m	d	6-8.6.73	1	1	2		1		5
25	Cortailod	NE 440 m	d	6-8.6.73	1	1			3	3	8
26	Cortailod	NE 440 m	d	10.9.73			1	1			2
27	Cortailod	NE 440 m	d	11.9.73	1						1
28	Cortailod	NE 440 m	d	5+6.10.73	1	1	1				3
29	Cortailod	NE 440 m	d	30.10.73				3			3
30	Cortailod	NE 440 m	d	30+31.10.73	1						1
31	Cortailod	NE 440 m	d	31.10+1.11.73	1	1					2
32	Bretigny	VD 700 m	c	26+27.3.74	1	1				1	3
33	Bretigny	VD 700 m	c	27-29.3.74	1	1	3	2			7
34	Bretigny	VD 700 m	c	26.3.74	1						1
35	Bètre, Champéry	VS 910 m	b	14.6.73	1		1	3			5
36	Planachaux, Champéry	VS 1780 m	a	15.6.73	1						1

c. prairies grasses: riches en graminées. Elles sont fauchées plusieurs fois par année et engraisées artificiellement. Lorsqu'elles sont abandonnées, on observe souvent une prolifération du diendrent, *Agropyron repens*, et d'autres mauvaises herbes

d. vergers: à Cortaillod, grande plantation de pruniers; à Gollion petit verger de pommiers. La présence du campagnol terrestre dans un biotope donné se traduit par l'existence de taupinières, qui, lorsqu'elles sont fraîches, nous indiquent que les terriers sont occupés. Elles sont parfois difficiles à déceler, notamment dans les vergers et les prairies après le passage des machines agricoles, ou peuvent être confondues avec celles de la taupe, *Talpa europaea* L. La pose de pièges avant l'ouverture d'un terrier nous permet d'y capturer les individus. Dans quelques cas, ceux-ci ont été attrapés en cours de dégagement des galeries.

Un terrier étant retenu pour étude, nous quadrillons la surface en carrés de 1 m de côté. Nous relevons sur un plan à l'échelle 1:50 la position et les dimensions des taupinières, et notons également l'emplacement des trous communiquant avec l'extérieur. Puis nous ouvrons le terrier, en dégagant chaque galerie. Aux bifurcations, nous disposons des trappes-pinces dans les ramifications que nous n'ouvrons pas immédiatement, afin d'éviter qu'un animal nous échappe. Nous reportons soigneusement sur le plan, le tracé des galeries, les profondeurs du plancher de celles-ci, à raison de 2 à 3 relevés par mètre, l'emplacement des nids, réserves, cavités, débris alimentaires, endroits de défécation. Pour les nids, ainsi que les réserves d'une certaine importance, nous exécutons un relevé à l'échelle 1:20. La Figure 1 représente, à titre d'exemple, le plan du terrier no 15.

Sur chaque plan, nous avons mesuré la longueur du réseau de galeries à l'aide d'un curvimètre et dénombré les culs-de-sac, bifurcations et boucles, éléments dont les nombres sont donnés au Tableau 2.

Nous avons évalué la surface occupée par un terrier au moyen de deux méthodes différentes, illustrées par la Figure 1. La première consiste à faire la somme des carrés de $\frac{1}{4}$ de m² traversés par une galerie et de ceux compris dans les boucles. Nous obtenons ainsi la surface du polygone circonscrit au réseau de galeries. Pour la seconde, nous déterminons la plus grande longueur a et, perpendiculairement à celle-ci, la plus grande largeur exprimée par $b_1 + b_2$. Ces deux paramètres nous permettent de tracer une ellipse d'axes a et $b_1 + b_2$ que nous faisons coïncider empiriquement avec le réseau de galeries. Les surfaces ainsi déterminées nous fournissent deux approximations du domaine vital des occupants du terrier.

Les animaux capturés sont disséqués, afin de déterminer leur maturité sexuelle. Nous prélevons les cristallins, dont la pesée permet une estimation de l'âge suivant les critères

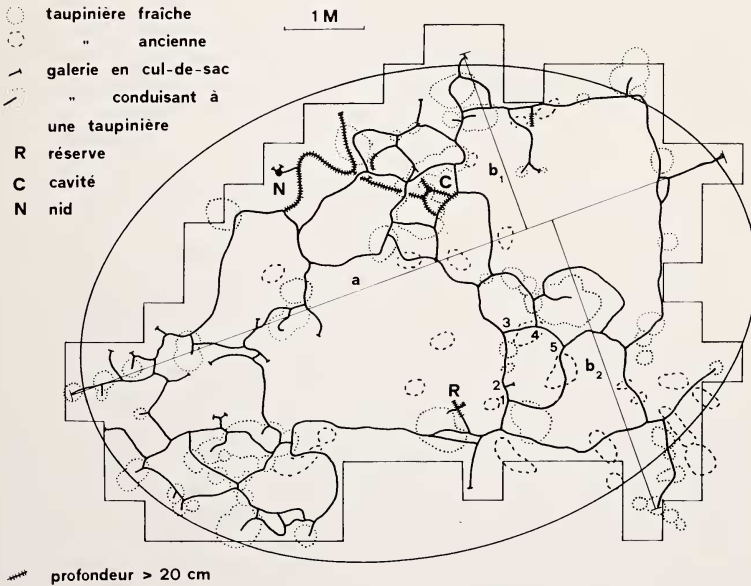


Fig. 1. Plan du terrier no 15 (explications complémentaires dans le texte)

établis par MOREL (1976). Les occupants des terriers ont été classés dans les trois groupes ci-dessous, qui correspondent aux colonnes 1, 2 et 3 du Tableau 1 :

1. adultes: cristallins de plus de 6 mg, correspondent à un âge supérieur à 2 mois
2. subadultes: cristallins de 2—6 mg, âge compris entre 1 et 2 mois
3. juvéniles: cristallins pesant moins de 2 mg, âge inférieur à un mois

Cependant, dans certains cas, nous avons intégré dans la première catégorie des individus âgés d'environ 2 mois, mais ayant déjà atteint leur maturité sexuelle.

Les parasites ont été extraits des nids par la méthode de Berlese; ce sont essentiellement des acariens et des puces. Les réserves ont été triées, déterminées, séchées et pesées. Le matériel suivant a été conservé: crâne et peau des individus, ainsi que le reste du corps à l'alcool, les parasites, nids et réserves.

Pour les calculs statistiques, nous nous sommes principalement référés à GRÉMY et SALMON (1969) et avons consulté les tables de DOCUMENTA GEIGY (1963).

Résultats

1. Le terrier

Longueur totale des galeries: Les données de la littérature concernant cette longueur sont assez variables, mais permettent de la situer entre 10 et 80—90 m pour la forme fouisseuse (MEHL 1939; EDER 1948; GAUDCHAU 1953; HAMAR et MARIN 1962; HAMAR et al. 1965; BOLLOU 1966; MESCH 1969). Le réseau de plus de 300 m dégagé par BERNARD et BOLLAERTS (1960), mais dans lequel aucun individu n'a été trouvé, constitue certainement un cas particulier. Pour la forme aquatique, la longueur ne dépasserait pas 30 m (HAMAR et MARIN 1962), ce qui diffère des résultats de VAGT (1960). Les terriers ouverts par HOLISOVA (1956), de dimensions réduites, font penser davantage à la forme aquatique qu'à la forme fouisseuse à laquelle l'auteur semble pourtant rattacher les occupants. Il est probable qu'un certain nombre de facteurs, souvent difficiles à mettre en évidence, comme la nature du sol, le type de végétation, la saison, l'âge des occupants, aient une influence sur la longueur du terrier (EDER 1948; MEHL 1950).

Nous avons représenté à la Figure 2 le nombre de terriers en fonction de leur longueur. La distribution obtenue, de moyenne 52.9 m et de médiane 43.2 m est dissymétrique, mais pas de façon significative (Test du signe). Rappelons que dans une distribution normale, ces deux paramètres coïncident. La transformation logarithmique des données nous fournit une distribution

d'allure normale, de moyenne 1.604 ($s = 0.346$), qui correspond à 40.2 m.

En examinant la Figure 2, on remarque deux pics, ce qui indiquerait que nous avons deux groupes de terriers. En fixant une longueur limite à 50 m, nous constatons que les terriers la dépassant ont été relevés en automne et hiver, ceux ne l'atteignant pas proviennent du printemps et de l'été. Il y a tout de même quelques exceptions, mais les terriers d'été d'une longueur supérieure à 50 m sont habités par des couples d'adultes, alors que ceux d'hiver inférieurs à 50 m sont habités par des individus seuls. La moyenne pour chacun des groupes est de 33.8 m et 69.9 m. Donc, en hiver, la longueur est généralement près de 2 fois plus grande qu'en été. Cette différence est encore

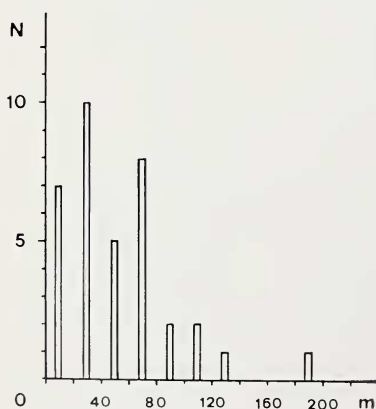


Fig. 2. Répartition du nombre de terriers en fonction de leur longueur exprimée en mètres (m)

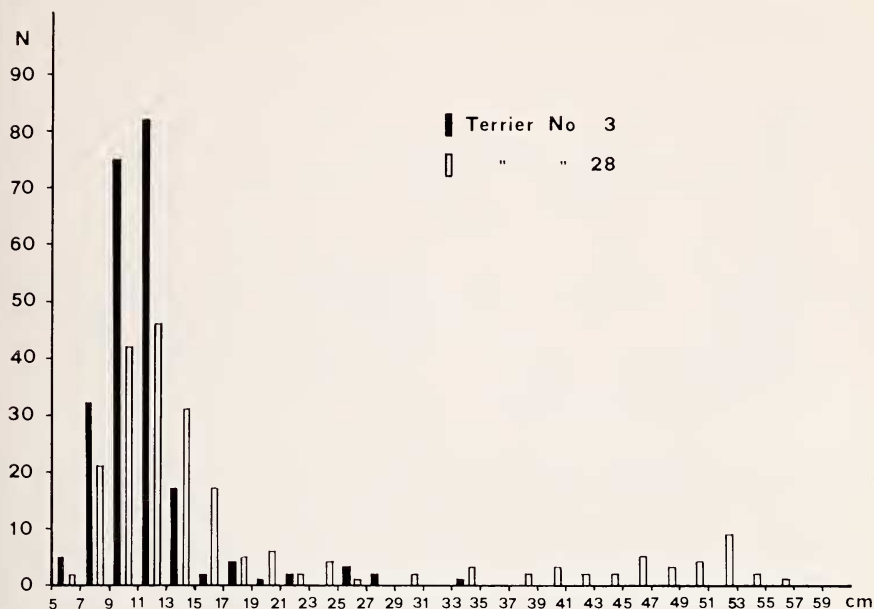


Fig. 3. Répartition du nombre de profondeurs relevées dans deux terriers

marquée pour les terriers occupés par des couples. On peut admettre que la recherche de nourriture, plus intense à l'approche de l'hiver, dans le but d'amasser des réserves incite des individus à agrandir leur réseau de galeries. Notons cependant que la longueur dépend aussi du type d'occupation, comme nous le verrons ci-dessous.

Le terrier no 6 constitue probablement une exception et pourrait résulter de l'annexion d'un ancien réseau. En effet, sur une partie représentant environ 55 m, dépourvue de taupinières fraîches, les galeries nous ont paru mal entretenues et peu parcourues. En faisant abstraction de cette partie, ses dimensions se rapprochent de celles des autres réseaux. Notons que les terriers forment des entités nettement séparées, sans communications entre elles. Il n'est toutefois pas impossible que, dans certains cas, à la suite de la mort des occupants d'un terrier par exemple, d'autres individus s'y installent ou l'annexent à leur réseau, du moins en partie.

Profondeurs: Nous avons représenté à la Figure 3 la distribution du nombre de profondeurs relevées pour deux terriers différents. Elle est unimodale dans le cas du no 3 et bimodale pour le no 28. Tous les terriers que nous avons étudiés ont des profondeurs distribuées de manière analogue à l'un des deux exemples ci-dessus. Il ressort de la Figure 3 que la plupart des profondeurs sont situées entre 7 et 20 cm. Il arrive cependant que certaines d'entre elles soient supérieures à 20 cm; c'est le cas notamment pour le no 28, qui comprend deux parties, l'une superficielle, à moins de 20 cm ($\bar{x} = 12.5$ cm), l'autre profonde, à plus de 30 cm ($\bar{x} = 46.1$ cm). Entre deux, nous avons une zone de transition. De façon générale, le réseau superficiel se trouve entre 7 et 20 cm ($\bar{x} = 12.0$ cm) et le réseau profond entre 30 et 60 cm, plus rarement 100 cm ($\bar{x} = 39.7$ cm). Les profondeurs données par BERNARD et BOLLAERTS (1960) pour les galeries principales vont de 5 à 20 cm, ce qui correspondrait à un réseau superficiel. HAMAR et al. (1965), en revanche, les situent entre 10 et 35 cm, sans distinguer de réseau profond.

La Figure 4 représente le nombre de terriers en fonction du pourcentage respectif de leur partie profonde. On constate qu'à une altitude égale ou supérieure à

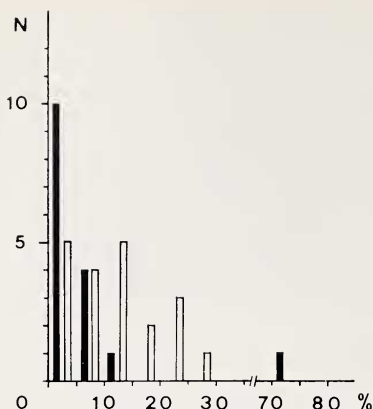


Fig. 4. Répartition du nombre de terriers en fonction du pourcentage de leur réseau profond. Colonnes pleines = terriers d'une altitude ≥ 900 m; colonnes évidées = terriers d'une altitude < 900 m

900 m, celle-ci est rarement supérieure à 10% de l'ensemble, alors qu'en plaine, elle peut atteindre jusqu'à 30% de la longueur totale. Le terrier no 36 constitue une exception. Etant donné que c'est le seul relevé des Alpes à cette altitude, nous ne nous permettrons pas de tirer de conclusions à son sujet. Nous pensons cependant qu'il pourrait s'agir d'un réseau de taupe occupé par le campagnol terrestre. Le diamètre des galeries (3-4 cm) et leur profondeur moyenne tendraient à confirmer cette hypothèse.

En faisant abstraction du no 36, nous trouvons en moyenne 1.8 m (0-4.9 m) de galeries ayant une profondeur supérieure à 20 cm pour les terriers de montagne et 5.5 m (0-16.6 m) pour ceux de plaine. Il faut souligner cependant que les terriers de plaine de dimensions réduites ont un réseau profond de faible étendue, mais qu'à partir d'une longueur totale de 50 m, celui-ci en constitue le 10% ou plus. En revanche, même les terriers de montagne les plus longs n'ont pas de réseau profond étendu.

Nous proposons deux explications à cette différence. Premièrement, en montagne, la couche de terre meuble de peu d'épaisseur et le sol rocailleux rendent souvent difficile l'établissement de galeries de profondeur, sans pourtant les empêcher, alors qu'en plaine, la structure du sol permet aux individus de creuser plus profondément. Secondement, en altitude, la couche de neige protège le sol contre les variations de température, celui-ci gèle moins facilement qu'en plaine, où cette protection fait défaut. Le réseau profond correspondrait donc à une zone refuge et protégerait les individus du froid en hiver.

GIBAN (1954) note que le terrier du campagnol terrestre se compose de deux parties, l'une à 8-15 cm de profondeur, en général dense, l'autre à 30-40 cm, plus simple et comprenant le nid. Ajoutons que ce schéma n'est vraiment typique que pour les terriers de plaine à partir de l'automne et en hiver. En été, le réseau profond n'est pas toujours présent; peut-être n'est-il creusé ou remis en état qu'à l'approche de l'hiver. Enfin, de nombreux auteurs font état d'une galerie de fuite ou de sécurité, utilisée en cas de danger. Sa profondeur est variable et va de 70 cm (DYCKERHOFF 1925) à 2 m (MEHL 1950). Nous avons trouvé dans de nombreux cas une, voire deux galeries descendant nettement en-dessous du reste du réseau. Nous pensons également qu'elle joue un rôle de refuge. En effet, par sept fois, c'est dans la plus profonde des galeries du terrier que nous avons retrouvé le ou les individus que nous n'avions pu capturer avant le début de l'ouverture du terrier.

Surfaces des terriers et densités de galeries: La surface occupée par un terrier peut être assimilée au domaine vital de ses occupants. Nous avons procédé à son

Tableau 2

Dimensions et caractéristiques des terriers étudiés

A = No du terrier; F = long. totale; G = % partie plus prof. que 20 cm, par rapport à F; H = prof. moyenne; I = prof. max.; J et K = surfaces calculées par la méthode du polygone circonscrit et par la méthode de l'ellipse; L = n de nids; M = présence de réserves (+); N = n total de bifurcations; O = n de culs-de-sacs; P = n de boucles (* = terrier non plan); Q = n d'orifices communiquant avec l'extérieur.

A	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q
1	65.0	1.1 %	9.09	32	43.75	267.68	1	+	33	31	4	20
2	26.2	14.5 %	12.91	72	14.00	54.58	1	+	21	19	2	
3	80.0	2.4 %	11.92	35	41.25	90.43	3	+	114	111	4	2
4	71.8	6.8 %	14.21	70	39.00	89.02	2	+	86	81	6	3
5	66.6	0.3 %	10.07	22	28.75	72.06	3	+	108	109	3	14
6	199.3	1.2 %	12.50	44	134.50	372.87	1	+	228	200	18	
7	18.4	5.4 %	10.52	25	10.25	27.55	1		7	9		
8	42.4	9.0 %	13.52	55	20.50	63.11	2		43	41	3	3
9	12.8	0.8 %	9.78	30	7.25	11.14	1	+	9	12		
10	60.1	4.5 %	12.43	50	30.50	84.45	2		74	70	5	1
11	33.0	2.0 %	12.28	50	17.50	46.15	1	+	26	30		
12	17.3	4.0 %	13.40	55	10.50	36.83	1		8	10		1
13	57.1	2.8 %	14.74	65	33.50	155.43	1	+	39	41		
14	17.6	7.4 %	17.45	48	9.25	13.47	1	+	17	15	2	
15	73.0	7.9 %	16.59	62	35.25	42.34	1	+	92	44	26*	
16	30.0	10.3 %	15.42	55	13.50	39.56	2		30	31	2	3
17	11.9	14.3 %	23.16	80	5.00	5.10	1		10	6	3	
18	13.6	27.9 %	18.15	85	7.25	16.48	1		11	13		8
19	45.5	4.2 %	11.01	47	18.75	55.34	2		78	78	2	
20	103.2	10.9 %	15.27	50	38.25	87.13	1	+	149	112	24*	
21	127.6	6.8 %	14.10	30	65.75	160.70	1	+	157	108	29*	
22	62.2	17.8 %	15.02	58	34.50	116.99	5		52	33	13*	9
23	35.0	4.9 %	12.02	40	20.00	46.47	1	+	26	24	2	1
24	47.3	19.9 %	14.88	51	25.50	62.25	4		43	44	1	5
25	43.9	3.9 %	9.58	36	23.75	47.49	3		41	36	4	1
26	22.2	23.4 %	20.64	48	11.00	34.73	3		23	21	2	2
27	29.9	7.7 %	13.18	28	17.50	111.58	1	+	15	17		
28	82.2	20.2 %	19.00	54	30.25	39.25	1	+	105	54	28*	
29	39.1	10.7 %	17.31	54	17.75	62.80	1		39	33	4	
30	22.9	24.4 %	17.12	48	12.25	40.03	-		11	11	1	
31	78.9	14.3 %	18.83	55	29.00	75.26	1	+	106	55	29*	
32	98.5	2.8 %	13.51	32	48.25	164.81	2	+	99	77	13*	
33	109.2	7.6 %	18.52	105	50.25	91.68	2	+	116	63	29*	
34	4.8	0.0 %	12.80	22	2.50	2.24	-		6	6	1	
35	24.2	0.0 %	12.11	21	14.00	45.91	1		10	12		
36	32.4	72.5 %	22.84	35	15.00	38.62	1		43	45	1	

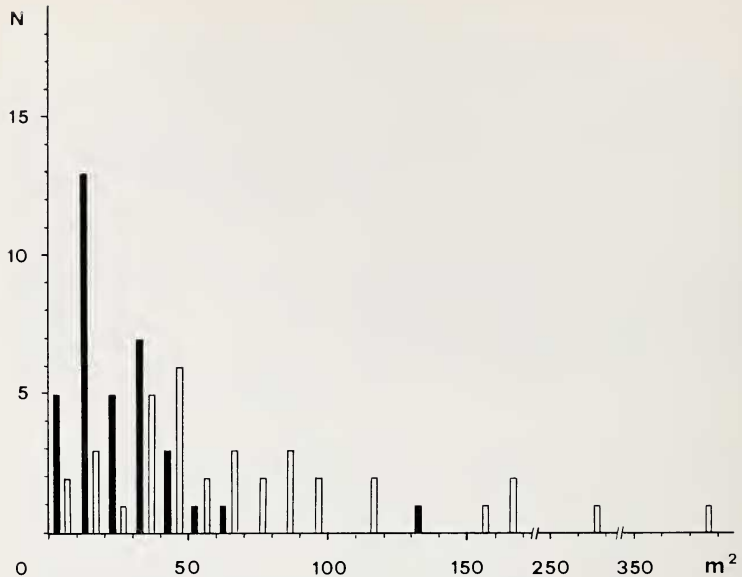


Fig. 5. Répartition du nombre de terriers en fonction de la surface occupée (m^2), calculée par la méthode du polygone circonscrit (colonnes pleines) et la méthode de l'ellipse (colonnes évidées)

évaluation au moyen des deux méthodes décrites ci-dessus et illustrées par la Figure 1. Les valeurs obtenues sont reportées au Tableau 2 (colonnes J et K). Nous avons représenté à la Figure 5 le nombre de terriers en fonction de la surface occupée. Nous remarquons que les valeurs calculées à partir de la méthode du polygone circonscrit montrent une variation plus faible (extrêmes: 2.5 et $134.5 m^2$) que celles obtenues par la méthode de l'ellipse (extrêmes: 2.24 et $372.87 m^2$). La moyenne et la médiane sont respectivement égales à 27.13 et $19.60 m^2$, et 76.98 et $55.01 m^2$. La différence entre ces deux paramètres indique à nouveau une dissymétrie dans la distribution des valeurs, qui n'est toutefois pas significative (Test du signe). EDER (1948) admet une surface d'action de $10 m^2$, pouvant s'étendre à $1000 m^2$, se qui nous paraît trop élevé. PANTELEYEV (1968) donne, pour des terriers d'hiver de formes aquatiques d'URSS, des moyennes de 24 et $34 m^2$, suivant les régions. Sa méthode d'évaluation est très semblable à celle du polygone circonscrit que nous avons utilisée.

Nous avons calculé les corrélations existant entre les surfaces ainsi qu'entre ces dernières et la longueur. Le coefficient de corrélation utilisé est le R de Spearman, qui n'exige pas de distribution normale des grandeurs considérées. Il est en fait basé sur la correspondance des rangs des valeurs observées. Les coefficients trouvés sont tous très significatifs ($2\alpha \ll 0.001$). Ceci nous permet de dire que même si les surfaces obtenues à l'aide des deux méthodes sont différentes, elles occupent des rangs voisins. De plus, elles augmentent avec la longueur, ce qui paraît logique.

La densité de galeries est le quotient de la longueur par la surface, exprimée en m/m^2 . Nous désignerons par D_1 et D_2 les quotients de la longueur par la surface calculée par l'une et l'autre méthodes. Les distributions de ces deux grandeurs sont données à la Figure 6. La moyenne et la médiane égalent $1.99 m/m^2$ et $1.91 m/m^2$ pour D_1 , 0.88 et $0.76 m/m^2$ pour D_2 . La densité calculée d'après les données de MESCH (1969) est de $0.26 m/m^2$. Mais cet auteur ne décrit pas la méthode utilisée pour déterminer la surface.

Le quotient de deux grandeurs qui corréllent et sont distribuées de manière semblable a pour effet de regrouper les valeurs autour de la moyenne. C'est ce que nous constatons en comparant les Figures 5 et 6. Cependant, la distribution de D_2 est significativement dissymétrique ($2\alpha = 0.05$), principalement à cause des valeurs supérieures à 1.5 m/m^2 , lesquelles correspondent à des cas particuliers. Ceci nous amène à discuter des deux méthodes d'évaluation de la surface et de la densité. D_1 corréllent avec D_2 ($2\alpha \approx 0.001$) et lui est en moyenne 3 fois supérieur. Il y a cependant des écarts assez prononcés. Les cas les plus frappants concernent les terriers d'aspect plutôt longiligne avec relativement peu de ramifications. Dans ces cas-là, l'ellipse vaut jusqu'à 6 fois le polygone. Lorsque le réseau a une forme presque elliptique, les deux méthodes tendent à coïncider. C'est ce qui explique les valeurs de D_2 supérieures à 1.5 m/m^2 , qui appartiennent, plutôt à la distribution de D_1 qu'à celle de D_2 . Le polygone ne prend en considération qu'une étroite bordure autour du terrier et correspond approximativement au domaine vital. L'ellipse, généralement le dépasse largement. D'après nos observations, les points les plus rapprochés de deux terriers sont distants d'au moins 30 cm. Cette proximité de deux galeries n'existe souvent qu'en quelques rares points. Les terriers fortement imbriqués sont peu fréquents. Une zone inhabitée s'étend entre les différents foyers, même lorsque la densité de population atteint 200–300 individus/ha. Nous avons comparé, là où plusieurs terriers ont été ouverts simultanément, les sommes des surfaces obtenues par les deux méthodes et avons constaté qu'en additionnant les ellipses, on trouvait une surface assez proche de l'aire totale prospectée. Peut-être que lorsque les densités de populations sont plus fortes que celles que nous avons rencontrées, comme cela peut se produire dans certaines circonstances (MOREL et MEYLAN 1970), les terriers ont tendance à se rapprocher encore davantage, les deux méthodes donnant alors des résultats comparables. Nous n'avons malheureusement pas pu vérifier ce fait dans le cadre de cette étude. Le choix entre les deux méthodes d'évaluation de la surface dépend du problème posé. Le polygone nous donne une approximation du domaine vital, tandis que l'ellipse correspond davantage à un domaine potentiel, pouvant être colonisé. Lorsque les densités de populations sont très fortes, les surfaces obtenues par les deux méthodes tendent à coïncider.

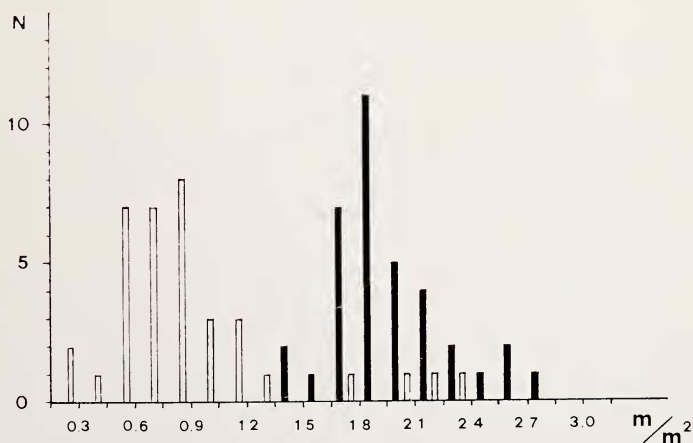


Fig. 6. Répartition du nombre de terriers en fonction de la densité de galeries en m/m^2 , calculée sur la base des surfaces obtenues par la méthode du polygone circonscrit (colonnes pleines) et par la méthode de l'ellipse (colonnes évidées)

Disposition des taupinières: MEHL (1939), EDER (1948), GAUDCHAU (1953), MEYLAN (1965) entre autres, mettent en évidence le fait que chez le campagnol terrestre, les taupinières sont placées latéralement par rapport aux axes des galeries, au contraire de la taupe qui évacue la terre à la verticale de celles-ci. Il n'est pas toujours facile de déceler les relations entre les galeries et les taupinières, souvent érodées par la pluie ou détruites par l'exploitation agricole. Parfois, elles ont une position isolée, sans communication apparente avec le réseau, le campagnol en ayant rebouché une partie. Il arrive que ce travail soit fait avec tellement de soin, dans une terre généralement compacte, qu'il est impossible de repérer le tracé de l'ancienne galerie. En examinant la Figure 1, on s'aperçoit, qu'effectivement, très souvent, les taupinières se trouvent à l'extrémité de ramifications relativement courtes, partant de la galerie principale, certaines étant néanmoins situées juste au-dessus. Nous pouvons confirmer que, de façon générale, le campagnol terrestre évacue la terre latéralement au moyen de courtes galeries montant obliquement vers la surface.

Il ressort du Tableau 2 (colonne Q) que les orifices communiquant avec l'extérieur sont plus fréquents au printemps et en été qu'en automne. Ils font complètement défaut en hiver. Leur nombre par terrier est généralement faible. Le rôle qu'ils jouent n'est cependant pas clair. On peut supposer qu'ils sont en relation avec la recherche de nourriture à la surface du sol, l'émigration et, éventuellement, l'aération du réseau.

Structure des terriers: Pour LÖSCHNIG et SCHECHNER (1911), le terrier du campagnol terrestre se compose du nid, de quelques chambres de réserves et de plusieurs galeries. A côté de cette partie principale, il y aurait, pour ces auteurs, un ou plusieurs réseaux secondaires, reconnaissables aux petites taupinières, utilisés pour la recherche de nourriture et qui seraient abandonnés par la suite. EDER (1948) distingue trois types de galeries différentes: une ou deux galeries principales, plusieurs galeries de recherche de nourriture et une ou deux galeries de fuite. Parfois, un terrier secondaire jouxte le premier. HAMAR et MARIN (1962) admettent deux types de terriers, ceux ayant des galeries groupées et ceux avec une galerie principale d'où partent des ramifications secondaires. BOLLOW (1966), en revanche, estime qu'il est impossible de définir un schéma général.

En examinant la structure des terriers que nous avons étudiés, nous avons pu mettre en évidence un certain nombre d'éléments se retrouvant dans presque tous les cas. Notons la présence d'une, parfois de plusieurs galeries principales, à partir desquelles partent un grand nombre de ramifications de longueur variable, allant de quelques centimètres à plusieurs mètres. Une galerie secondaire peut à son tour se ramifier et cela peut continuer. Il arrive également qu'il se forme des boucles. Nous entendons par là le plus court chemin partant d'un point et y revenant, sans parcourir deux fois une même portion de galerie. Citons, comme exemple, la boucle 1 - 2 - 3 - 4 - 5 - 1 de la Figure 1. Finalement, le réseau de galeries peut prendre un aspect assez compliqué. Le terrier apparaît donc comme un ensemble dynamique, susceptible d'évoluer.

Nous avons essayé, sur la base de nos relevés, de dresser à la Figure 7, un schéma d'évolution du terrier. Les plans représentés correspondent tous à des terriers étudiés; ils sont légèrement simplifiés. Nous avons, en effet, omis les ramifications plus courtes que 50 cm, afin de ne pas surcharger le dessin. La lignée b - c - d regroupe des terriers de localités d'une altitude voisine de 1000 m, où la densité de population est relativement faible. Les terriers sont plutôt longilignes et le nombre de boucles est faible. En effet, rien n'empêche les individus de s'étendre dans toutes les directions. Dans la série a - e - f - g - h, nous avons des terriers de plaine, dans des situations de densités de populations croissantes. Ils sont d'abord longilignes, tout en contenant quelques boucles, dont le nombre va en augmentant.

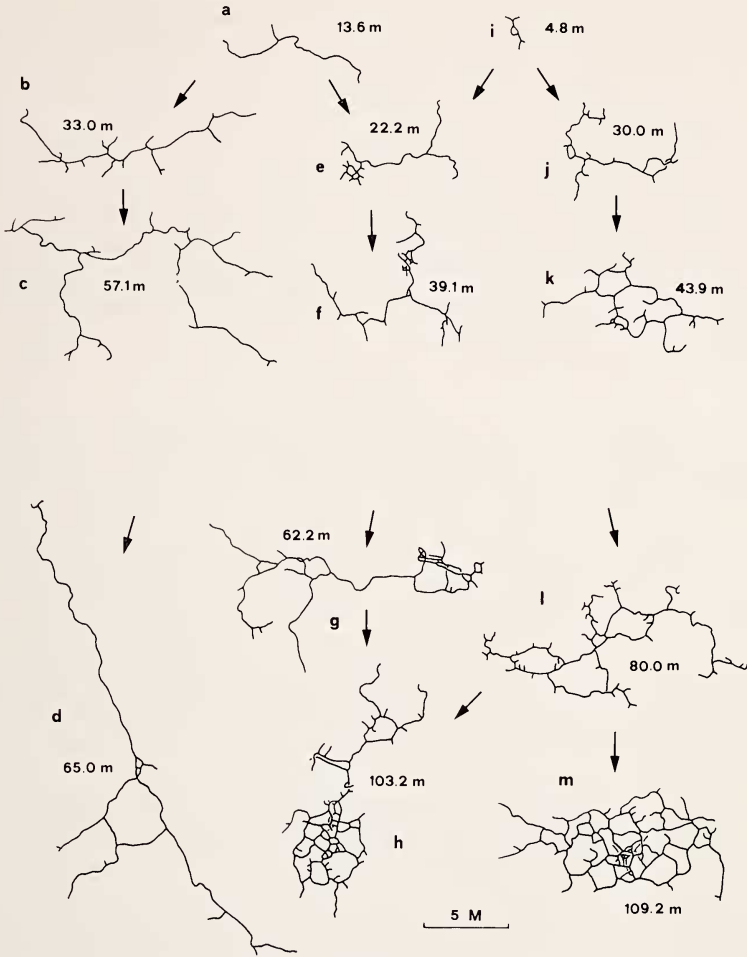


Fig. 7. Schéma de l'évolution des terriers, fondé sur des plans originaux légèrement simplifiés

La lignée i - j - k - l - m comprend des terriers de plaine, sauf le stade l. Ici, la densité de population est nettement plus forte, ce qui empêche les individus de s'étendre beaucoup et les oblige à creuser un réseau refermé sur lui-même, qui contient, de ce fait, de nombreuses boucles. Ainsi, nous avons une très forte densité de galeries au mètre carré. Les terriers h, l, m ont été relevés en automne et en hiver. C'est à cette époque que les populations atteignent leurs plus fortes densités. La longueur du terrier n'a pas tendance à diminuer lorsque la densité de population augmente, comme le suppose KLEMM (1958).

En plus des boucles, nous avons également dénombré les culs-de-sac et les bifurcations. Celles-ci peuvent être d'ordres différents. Les plus fréquemment relevées ont 3 embranchements, celles en ayant 4 ou 5 sont plus rares et nous n'en avons jamais trouvé à 6. Si nous désignons par A_3 , A_4 , A_5 le nombre de bifurcations à 3, 4 et 5 embranchements, par B le nombre de boucles et C le nombre de culs-de-sac, nous avons pu établir la relation suivante entre les différents éléments: $A_3 + 2A_4 + 3A_5 + 2 = 2B + C$. Celle-ci est une autre formulation de la relation ci-dessous

établie par Euler pour un polyèdre présentant S sommets, F faces et A arêtes: $F + S = A + 2$. Ces deux formules sont équivalentes, ce que nous renoncerons à démontrer dans le cadre de cette étude. Elles ne s'appliquent cependant qu'aux terriers plans ou assimilés qui sont caractérisés par le fait que toutes les relations entre les bifurcations d'un réseau peuvent être ramenées à un espace à deux dimensions. Cela n'est pas toujours possible, c'est le cas notamment du terrier de la Figure 1 dans la région de la partie profonde. Lorsque le terrier n'est pas plan, il devient difficile de dénombrer les boucles, car l'application de la définition donnée plus haut n'est plus possible, à moins de faire une représentation à trois dimensions. L'astérisque figurant dans la colonne P du Tableau 2 signifie que le terrier n'est pas plan et le nombre de boucles correspond à la valeur obtenue en appliquant la première des formules données ci-dessus.

2. Le nid

D'après nos observations, il y a généralement un ou deux nids par terrier, mais leur nombre peut s'élever à cinq. Lorsqu'il y a plusieurs nids, l'un de ceux-ci a souvent un volume et un poids plus grands. Il représente le nid principal et occupe fréquemment, par rapport à l'ensemble du terrier, une position légèrement décentrée. Le nid ne constitue donc pas toujours le centre du terrier d'où rayonnent les galeries. En fait, il ne faut pas oublier que c'est une structure mise en place très tôt, puisque des terriers d'une dizaine de mètres en comportent déjà un. Par la suite, l'animal creuse son réseau davantage en fonction des possibilités offertes par le terrain, comme la nourriture ou la proximité d'autres terriers, que par rapport à l'emplacement du nid, qui, de toute façon, n'est pas fixe et peut être déplacé suivant l'évolution du terrier. Nous avons trouvé, en effet, des cavités avec du vieux matériel, ce qui indiquerait un abandon, et d'autres encore vides, sans doute appelées à être aménagées par la suite.

La cavité du nid a une forme généralement sphérique, parfois elle rappelle plutôt un ellipsoïde. Les valeurs trouvées dans la littérature oscillent entre 9 et 25 cm pour le diamètre (WESTERMEIER 1934; MEHL 1950; HOLISOVA 1956; BERNARD et BOLLAERTS 1960; HAMAR et al. 1965; BOLLOW 1966). Nous avons, pour notre part, considéré les dimensions suivantes: le grand et le petit diamètre D et d, la hauteur h et la profondeur de la cavité ainsi que le poids du matériel accumulé. Le volume a été calculé au moyen de la formule suivante: $V = \frac{\pi \cdot D \cdot d \cdot h}{6}$. Les moyennes et écarts-types de ces différentes grandeurs figurent au Tableau 3. La différence entre les moyennes a été testée au moyen du Test de t de Student lorsque les variances étaient égales et du Test de Cochran dans les cas où cette condition n'était pas remplie.

Les nids principaux ont un volume et un poids significativement plus grand que les nids secondaires. Le rôle de ces derniers n'est pas très clair; dans les terriers avec de jeunes individus, ils pourraient représenter des refuges supplémentaires. Souvent l'un des nids se trouve à une profondeur relativement faible et doit correspondre au nid d'été, celui d'hiver étant généralement situé plus bas. Pour les 14 terriers comportant deux nids et plus, nous avons classé en deux groupes et en fonction de leur profondeur les deux nids les plus volumineux. Dans le premier, nous avons mis les nids superficiels et dans le second ceux de profondeur. Les moyennes respectives sont de 17.8 cm (s = 13.3 cm) et de 35.2 cm (s = 7.0 cm). La différence est significative ($2\alpha < 0.01$, Test de Wilcoxon). Elle est plus marquée pour les terriers de plaine que pour ceux de montagne.

Quelques corrélations ont été établies, pour les nids principaux uniquement, au moyen du coefficient R de Spearman. La profondeur du nid diminue significativement

Tableau 3

Dimensions et profondeurs des nids

A = nids principaux; B = nids secondaires

		A N=34	B N=24	Seuil statistique
Diamètre	D	$\bar{x} = 15.74$ cm s = 5.40	12.12 cm 4.18	2 P > 0.01
Diamètre	d	14.38 cm 5.16	11.75 cm 3.02	0.05 > 2P > 0.01
Hauteur	h	14.20 cm 4.42	10.86 cm 3.16	2P > 0.01
Volume		1.66 dm ³ 1.00	1.01 dm ³ 1.02	0.05 > 2P > 0.01
Poids		65.50 g 54.69	28.00 g 20.25	2P > 0.01
Profondeur		28.70 cm 11.67	22.50 cm 13.51	2P > 0.05

avec l'altitude ($0.05 > 2P > 0.01$) et son volume augmente avec la profondeur ($2P < 0.01$). En d'autres termes, les nids de plaine sont à la fois plus volumineux et situés à une plus grande profondeur qu'en altitude. Au-dessous de 900 m, la profondeur moyenne des nids est de 33.8 cm (14–55 cm) et de 22.9 cm (10–35 cm) au-dessus. D'autre part, en automne-hiver, leur poids moyen est de 91.1 g et de 33.1 g au printemps-été. Ces différences sont significatives ($2P = 0.01$ et $2P < 0.01$, Test de Wilcoxon) et peuvent être mises en relation avec l'adaptation au climat évoquée à propos du réseau profond.

Nous avons essayé, sur la base des nids observés, de dresser à la Figure 8 un schéma d'évolution du nid. Le stade A₁ résulte d'une excavation latérale se terminant en cul-de-sac, alors que le stade B₁ découle de l'élargissement d'une galerie qui traverse le nid de part en part. L'évolution se poursuit par l'adjonction de nouvelles galeries, communiquant directement avec le nid et constituant des entrées et sorties supplémentaires, ou le contournant. La Figure 8 donne les fréquences observées de chaque stade, ceci pour l'ensemble des nids. Ceux à deux entrées sont les plus courants, suivis de ceux à 1, puis à 3 entrées. Un nombre de 4 entrées est plutôt exceptionnel. Si l'on ne prend en considération que les nids principaux, la répartition reste très voisine.

Nous ignorons ce qui incite les campagnols à construire un nid d'un type plutôt qu'un autre. Dans les terriers d'une certaine longueur, où le réseau est relativement dense, on trouve plus fréquemment le stade C. Les petits terriers à structure relativement simple contiennent rarement des nids à plus de 2 entrées. Il y a donc un certain parallélisme entre l'évolution du terrier et celle du nid.

3. Les réserves

Dans la colonne M du Tableau 2, nous avons indiqué les terriers dans lesquels des réserves ont été trouvées. En été, celles-ci sont peu fréquentes et d'un volume très

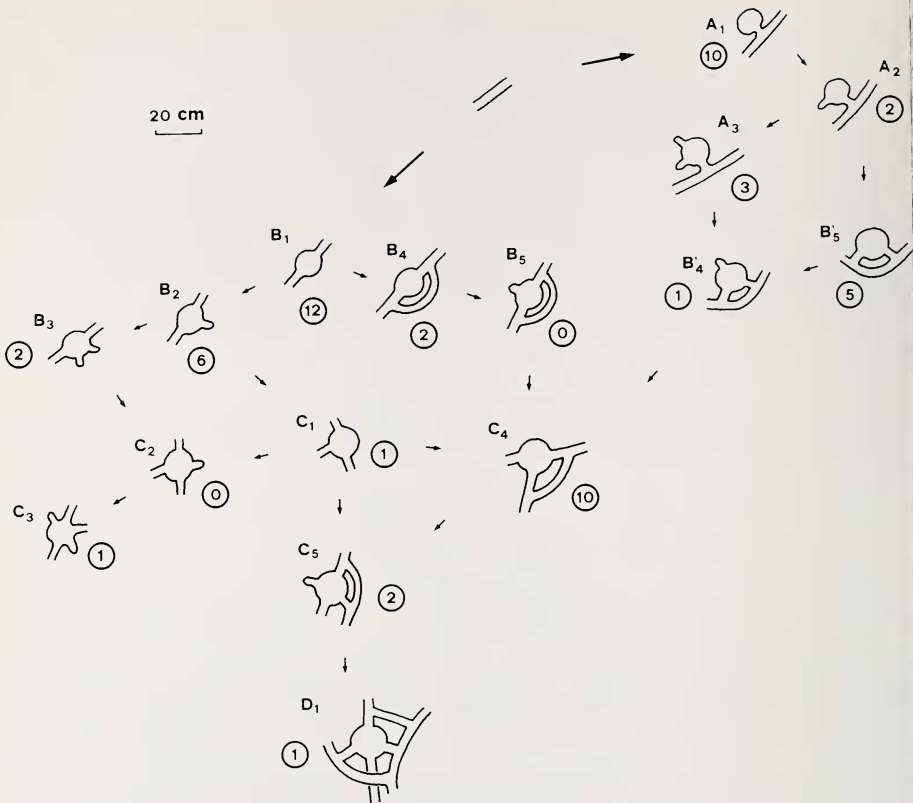


Fig. 8. Schéma de l'évolution du nid fondé principalement sur des stades relevés. Les nombres observés pour chaque stade figurent dans les cercles

faible. Ce n'est qu'à partir de l'automne que les campagnols terrestres accumulent des réserves d'une certaine importance dans leurs terriers. Elles sont déposées dans des galeries normales, quelquefois élargies, se terminant en cul-de-sac, ou dans des cavités de formes diverses, spécialement aménagées à cet effet. Elles sont formées généralement de racines, rhizomes, bulbes, parfois de tiges ou feuilles. Les chambres de réserves sont fréquemment disposées à proximité du nid, leur nombre ainsi que leur volume étant variables. Ces cavités n'ont pas de forme particulière et constante, comme c'est le cas pour le nid et leur volume va de quelques dizaines de cm^3 à environ 3.5 dm^3 .

Le tri et la détermination des espèces sont assez difficiles, surtout lorsqu'il n'y a que des racines. Parfois, des fragments de parties aériennes facilitent l'identification. Mais nous avons surtout procédé par comparaison avec des plantes entières prélevées à l'endroit du relevé. Le poids en matière sèche permet de comparer les réserves entre elles. La Figure 9 représente les pourcentages respectifs des espèces les plus communes. En plaine, c'est la dent-de-lion, *Taraxacum officinale*, qui domine nettement, sauf à Gilly, où la luzerne, *Medicago sativa*, et la bourse-à-pasteur, *Capsella Bursa-pastoris*, sont également bien représentées. Les pourcentages des Graminées, spécialement *Dactylis glomerata* et *Agropyron repens*, et des Ombellifères *Heracleum sphondylium* et *Daucus carota* sont plus faibles. En montagne, c'est *Crocus albiflorus* qui domine. A St-George, 5 espèces sont rencontrées dans des proportions très

voisines, ainsi que l'indique la Figure 9. Au total, ce ne sont pas moins de 30 espèces différentes que nous avons pu déterminer avec certitude. En plus de celles déjà citées, nous mentionnerons: *Rumex acetosa*, *Convolvulus arvensis*, *Sanguisorba minor*, *Potentilla erecta*, *Leontodon hispidus* et *Euphorbia cyparissias*. A Cortaillod, nous avons trouvé des fruits secs et des noyaux de *Prunus domestica*.

Plusieurs auteurs, entre autres LÖSCHNIG et SCHECHNER (1911), DYCKERHOFF (1925), LINDENBERG (1925), WESTERMEIER (1934), EDER (1948), MEHL (1939), LIEBERT (1941), GAUDCHAU (1955), HOLISOVA (1956), BERNARD et BOLLAERTS (1960), HAMAR et MARIN (1962), CHARLES (1972), donnent des indications au sujet du poids des réserves et des espèces qu'on y trouve. Ce sont souvent des plantes cultivées, comme la carotte, la pomme de terre, le trèfle, plus rarement les céréales, la vigne, le houblon, à côté desquelles figurent également des espèces que nous avons citées ci-dessus. Les données concernant le poids varient énormément et vont de quelques dizaines de g à plusieurs kg. Toutefois, aucun auteur ne précise s'il s'agit du poids de matière fraîche ou de matière sèche, ce qui rend difficile une comparaison avec nos résultats.

L'analyse des réserves nous fournit des indications sur le régime alimentaire du campagnol terrestre et nous permet de déceler certaines préférences. La comparaison entre les espèces trouvées dans les réserves et la végétation aux alentours du terrier, nous montre que les individus ne sont pas très gourmands, comme le souligne GAUDCHAU (1955), et se nourrissent de presque toutes les plantes à racines, bulbes ou rhizomes d'une certaine importance. Lorsqu'ils ont le choix entre deux espèces, il arrive qu'ils en préfèrent une (GIEGE 1965). *Taraxacum officinale* et *Crocus albiflorus* sont sans doute recherchés tout spécialement, mais la dominance de ces deux espèces dans les réserves peut aussi s'expliquer par l'absence d'autres végétaux aussi attractifs. Ce point de vue est confirmé dans le cas de St-George, où le choix entre

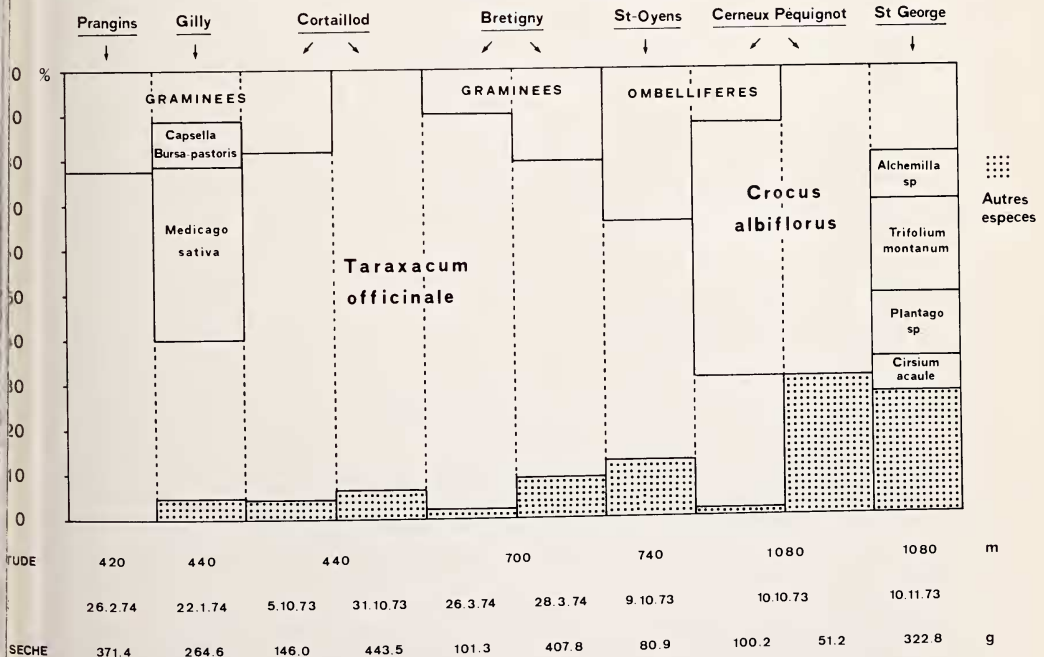


Fig. 9. Pourcentages respectifs des plantes les plus communes trouvées dans les réserves

plusieurs végétaux présentant de bonnes racines existe, et où aucune espèce ne domine nettement dans les réserves.

4. Occupation des terriers

EDER (1948) prétend qu'en faible densité de population, un terrier n'est habité que par un adulte seul. Pour MEHL (1950), GAUDCHAU (1953), KLEMM (1958) et MESCH (1969), les individus vivent généralement seuls, sauf les femelles et leurs jeunes et, quelquefois, des frères et soeurs pendant un court laps de temps, les adultes n'étant ensemble que pour l'accouplement. Les terriers étudiés par DYCKERHOFF (1925) et HOLISOVA (1956) n'étaient occupés que par un individu. LÖSCHNIG et SCHECHNER (1911) admettent cependant que les campagnols terrestres vivent en couples, ce que LINDENBERG (1925) et GIBAN (1954) confirment. Le Tableau 4 résume les différents types d'occupation que nous avons trouvés. Dans la majorité des cas, le terrier est habité par un couple d'adultes, accompagné ou non de jeunes ou de subadultes. Les femelles avec jeunes ou subadultes forment un deuxième groupe important, alors que les individus seuls se rencontrent plus rarement.

Tableau 4

Nombres des différents types d'occupation des terriers

		seul(e)s	+ subadultes	+ jeunes	+ jeunes + subadultes	
adultes	♂ + ♀	10 (5)	3 (1)	4 (1)	1	18 (7)
	♀	2 (1)	3	2	2	9 (1)
	♂	3	1	0	0	4
subadultes	♂ + ♀	3				3
	♀ (♀)	2				2
						36

Entre () = femelles portantes

L'émancipation des subadultes n'intervient pas forcément au moment de la mise bas d'une nouvelle portée, comme le pense GAUDCHAU (1955). Ce fait est démontré par la présence simultanée de jeunes et de subadultes âgés d'environ un mois dans le même terrier. La cohabitation de subadultes de plus d'un mois et d'un couple se rencontre, mais nous n'avons jamais trouvé plus de deux adultes du même sexe ensemble, ce qui toutefois n'exclut pas un tel cas.

Nous avons classé les terriers de trois manières différentes, soit en fonction du type d'occupation, en commençant par les terriers occupés par un subadulte seul, pour terminer par ceux avec un couple, des subadultes et des jeunes, puis du nombre

total des occupants et, enfin, de la somme de leurs âges. Les corrélations (R de Spearman) entre la longueur et les classements ci-dessus sont significatives ($2P < 0.01$), sauf en ce qui concerne le nombre total d'individus. Ainsi, le terrier d'un couple de subadultes, par exemple, est plus court que celui d'un couple d'adultes accompagnés de subadultes ou de jeunes. En comparant les terriers d'individus isolés, mâles ou femelles à ceux des couples, nous constatons que les premiers, d'une longueur moyenne $\bar{x} = 29.7$ m (4.8 — 73.0), sont significativement plus courts ($2\alpha = 0.05$, Test de Wilcoxon) que les seconds, $\bar{x} = 68.4$ m (11.9 — 199.3). Rappelons que la longueur dépend aussi de la saison, influence que nous avons mise en évidence ci-dessus.

5. Conclusions

Le présent travail aura permis de préciser quelques aspects concernant le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre. Jusqu'à ce jour, peu d'études systématiques dans ce domaine avaient été faites. De plus, l'existence de deux formes principales chez *Arvicola terrestris* (L.) ne simplifie pas les choses et explique peut-être les grandes divergences rencontrées dans la littérature concernant la biologie et l'écologie de cette espèce.

La structure du terrier de la sous-espèce fouisseuse *A. t. sberman* Shaw dépend de l'altitude, à laquelle correspondent, dans une certaine mesure, un climat, une structure du sol une végétation déterminés. L'interdépendance de ces différents facteurs est évidente, mais le rôle que joue chacun d'eux n'est pas toujours facile à préciser.

En plaine, il est possible de distinguer deux réseaux de galeries, l'un superficiel, l'autre plus court, situé en profondeur. Ce dernier contient souvent un nid relativement volumineux et doit permettre aux individus de se protéger du froid pendant la mauvaise saison. En montagne, la couche de neige offre une protection aux campagnols et les dispense de creuser un réseau profond. Cette adaptation aux conditions climatiques est intéressante et mériterait d'être étudiée de façon plus approfondie.

L'influence de l'altitude apparaît également dans la nature des réserves où deux espèces végétales dominent nettement: *Crocus albiflorus* que l'on rencontre avant tout aux étages montagnard et subalpin, et *Taraxacum officinale*, plus fréquent à l'étage des collines, mais montant jusqu'à l'étage montagnard. Le campagnol terrestre n'étant pas très spécialisé dans sa recherche de nourriture, il a la faculté de s'adapter à un changement des ressources alimentaires.

L'influence de la saison sur la longueur du terrier se traduit par un réseau généralement plus court en été qu'en hiver. Cette différence peut s'expliquer d'une part par une recherche plus intensive de nourriture à partir de l'automne en vue d'amasser des réserves et par une diminution des ressources alimentaires par unité de surface en hiver. Mais, l'accroissement de longueur correspond-il à une augmentation réelle du domaine vital? Il est possible que certaines galeries soient abandonnées après la consommation des végétaux. Peut-être que le terrier est parcouru dans son ensemble, mais pas de façon régulière, ce qui nous conduirait à admettre un domaine vital instantané, de dimensions plus réduites. D'autre part, en été, nous avons très souvent affaire à de jeunes individus qui s'installent et qui construisent de nouveaux terriers, agrandissant progressivement leurs réseaux. Comme l'intensité de la reproduction diminue en général en hiver, le nombre d'individus créant de nouveaux foyers est très faible, ceci explique que nous ayons surtout rencontré de grands terriers en hiver, proches de leur plus grande longueur et n'abritant que des adultes, voire quelques subadultes.

L'évolution générale d'un terrier est évidemment fonction de sa longueur, mais la complexité du réseau de galeries dépend de la densité de population des campagnols. Dans les conditions où celle-ci est très élevée, il est probable qu'on arrive à des structures à trois dimensions bien plus développées que celles que nous avons trouvées. A un moment donné, la densité générale de galeries doit atteindre une valeur limite qui n'est certainement pas sans influence sur le comportement des animaux et sur l'effondrement des populations faisant suite à une pullulation.

Nous ne savons pas ce que représentent les surfaces occupées par les terriers, estimées au moyen de la méthode du polygone circonscrit ou de celle de l'ellipse, par rapport au domaine vital. Nous avons admis que ce dernier pouvait être assimilé au réseau de galeries, ce qui n'est pas encore prouvé. Cependant, des observations faites lors de piégeages tendraient à confirmer cette hypothèse. Nous ignorons également dans quelle mesure les domaines vitaux de chaque habitant d'un même terrier se recouvrent. L'étude du comportement individuel des campagnols, la mesure de leur activité et l'enregistrement de leurs déplacements permettront de résoudre les problèmes que nous venons d'évoquer.

Le rôle du nombre de nids reste à préciser. Certains indices montrent qu'il existe une relation avec la présence de jeunes individus dans le terrier. Mais le nombre de terriers comprenant plusieurs nids est trop faible pour éclaircir ce problème.

Les données de la littérature concernant l'occupation des terriers diffèrent suivant les auteurs. Certains d'entre eux généralisent sans doute un état de fait valable uniquement pour l'une des deux formes, ce qui expliquerait les divergences rencontrées. Chez la forme aquatique, les individus vivent seuls (PANTELEYEV 1968), alors que chez la forme fouisseuse que nous avons étudiée, nous trouvons plus fréquemment des couples, quelle que soit la saison.

Résumé

36 terriers de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw, ont été étudiés dans trois régions de Suisse: Jura, Plateau et Alpes. Leur longueur moyenne est de 40.2 m (4.8 — 199.3 m) et dépend de la saison ainsi que du type d'occupation; elle vaut en moyenne 34 m en été et 70 m en hiver. Un réseau profond situé entre 30 et 60 cm existe généralement en plaine, mais fait défaut en montagne; il est plus développé en hiver et représente une adaptation au climat. La surface occupée par un terrier a été calculée au moyen de la méthode du polygone circonscrit et de celle de l'ellipse; les moyennes sont respectivement de 76.9 m² et 55.0 m² et les valeurs correspondantes pour la densité de galeries sont de 0.88 et 1.99 m/m². Les taupinières sont généralement disposées latéralement à la galerie principale. La structure des réseaux de galeries évolue en fonction de la densité de population: lorsque celle-ci est faible, le terrier est longiligne et il est plus ramassé lorsqu'elle est forte, sans que la longueur diminue. Un terrier contient le plus souvent 1 ou 2 nids, rarement davantage. Le nid principal a un volume moyen de 1.66 dm³. Le nid d'hiver est plus profond que le nid d'été. Le nombre de communications entre le nid et le réseau de galeries varie de 1 à 4. Les réserves se rencontrent en automne et en hiver; deux espèces végétales dominent: *Taraxacum officinale* en plaine et *Crocus albiflorus* en montagne. La plupart des terriers sont occupés par des couples avec ou sans descendance ou alors par des femelles accompagnées de jeunes ou subadultes.

Summary

The burrow system of the fossorial form of the Water Vole, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia)

36 burrow systems of the fossorial form of the Water Vole, *Arvicola terrestris scherman* Shaw have been studied in three regions of Switzerland: Jura, Plateau and Alps. Their average length is 40.2 m (4.8 — 199.3 m) and is depending on the season and on the type of occupation; it averages 34 m in summer and 70 m in winter. A deep network placed between 30 and 60 cm is generally existing in lowlands, but is missing in mountains; it is

more developed during winter time and represents a climatic adaptation. The occupied surface of a burrow has been determined with the circumscribed polygone method and with the ellipse one; the averages are respectively 76.9 m² and 55.0 m² and the corresponding values for the gallery densities are 0.88 and 1.99 m/m². The hillocks are generally settled laterally to the main gallery. The structure of the systems is evolving regarding to the population density, when it is low, the burrow is longiline, and more gathered when it is high, without any length diminution. A burrow has often 1 or 2 nests, rarely more. The main nest volume averages 1.66 dm³. The winter nest lies at a greater depth than the summer nest. The number of nest issues varies from 1 to 4. The food stores appear in autumn and winter; two plant species are prevailing: *Taraxacum officinale* in lowlands and *Crocus albiflorus* in mountains. Most of the burrows are inhabited by pairs with or without offspring, or by females with young or subadults.

Zusammenfassung

Der Bau der Schermaus, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia)

36 Baue der Schermaus, *Arvicola terrestris scherman* Shaw, sind in drei Gegenden der Schweiz untersucht worden: Jura, Mittelland und Alpen. Ihre durchschnittliche Länge beträgt 40,2 m (4,8—199,3 m) und hängt sowohl von der Jahreszeit als von der Art der Besetzung ab; sie mißt durchschnittlich 34 m im Sommer und 70 m im Winter. Ein Tiefgangssystem, das zwischen 30 und 60 cm liegt, ist in der Ebene meist vorhanden, fehlt aber im Gebirge, es ist im Winter ausgedehnter als im Sommer und stellt eine klimatische Anpassung dar. Die von einem Bau eingenommene Fläche ist mittels der Methode des umschriebenen Vielecks und der Ellipse berechnet worden; die Mittelwerte sind 76,9 m² und 55,0 m² und die entsprechenden Werte für die Gangdichte sind 0,88 und 1,99 m/m². Die Erdhaufen werden meistens seitlich des Hauptganges angelegt. Die Struktur der Gangsysteme entwickelt sich in Abhängigkeit der Populationsdichte: wenn diese schwach ist, ist der Bau langgezogen, wenn sie stark ist, ist er gedrungen, ohne daß seine Länge abnimmt. In einem Bau befinden sich meistens ein oder zwei Nester, selten mehr. Das Hauptnest hat einen mittleren Inhalt von 1,66 dm³. Das Winternest liegt tiefer als das Sommernest. Die Zahl der Verbindungen zwischen Nest und Gangsystem liegt zwischen 1 und 4. Man findet Vorratskammern im Herbst und Winter; zwei Pflanzenarten herrschen vor: *Taraxacum officinale* in der Ebene und *Crocus albiflorus* im Gebirge. Die meisten Baue sind von Paaren mit oder ohne Nachkommenschaft oder dann von Weibchen mit Jungen oder Subadulten bewohnt.

Bibliographie

- AIROLDI, J. P.; MEYLAN, A. (1974): Bibliographie du genre *Arvicola* Lacépède, travaux publiés en Europe (à l'exclusion de la Russie) de 1900 à 1972. EPP0 Public. Ser. B. No 78, 1—42.
- BERNARD, J.; BOLLAERTS, D. (1960): La complexité du réseau de galeries du campagnol terrestre: *Arvicola terrestris* L. subsp. Rev. Agr., Brux. 13, 220—226.
- BOLLOU, H. (1966): Die Wühl- oder Schermaus, Lebensweise und Bekämpfung. München: Obst- u. Gartenbauverlag.
- CHARLES, J. P. (1972): Folgen eines Massenauftretens von Ostschermäusen (*Arvicola terrestris* L.). Bayer. landw. Jb. 49, 975—978.
- DOCUMENTA GEIGY (1963): Tables scientifiques. 6e éd. Bâle.
- DYCKERHOFF, F. (1925): Untersuchungen über den Winterbau der Wühlmaus. Nachr. landw. Abt. Farbenfabr. Friedr. Bayer 4, 128—132.
- EDER, J. (1948): Die Wühlmaus und ihre Bekämpfung. Wien: Flora-Bücherei.
- GAUDCHAU, M. D. (1953): Die Wühlmaus. — Lebensweise und Bekämpfung eines Großschädlings im Gartenbau. Kosmos, Stuttgart, 49, 539—541.
- (1955): Die Wühlmaus, ein Großschädling ersten Ranges. Obstbau, Stuttgart, 10/11, 1—8.
- GIBAN, J. (1954): Le campagnol terrestre et le campagnol souterrain. Deux ravageurs des vergers. Arboric. fruit. 6/7, 9—12.
- GIEGE, B. (1965): Undersökningar över sorkars skadegörelse inom jordbruk, trädgårdsodling och skogsbruk. Zool. Revy 27, 8—14.
- GRÉMY, F.; SALMON, D. (1969): Bases statistiques pour la recherche médicale et biologique. Paris: Dunod.
- HAMAR, M.; MARIN, D. (1962): Zur Biologie von *Arvicola terrestris scherman* Shaw 1801 in Rumänien. Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa 3, 401—421.

- HAMAR, M.; TUTA, A.; PERJU, T. (1965): Contributions to the knowledge of Water Vole (*Arvicola terrestris* L.) biology and control in Romania. Anal. Inst. Cerc. agron. (Sect. Prot. Plant.) 3, 337—351.
- HOLISOVA, V. (1956): Beitrag zur Bionomie der Wühlmaus (*Arvicola terrestris*) (L. 1758). Zool. Listy 5, 315—324.
- KLEMM, M. (1958): Mammalia, Säugetiere. In: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. V., 5. Aufl., 5. Liefg., Berlin und Hamburg: Paul Parey. 268—275.
- LIEBERT, W. (1941): Wühlratten als Sammler von Windenwurzeln. Aus d. Heimat, Stuttgart, 54, 174.
- LINDENBERG (1925): Einiges über die Wühlmaus. Kranke Pfl. 2, 194—195.
- LÖSCHNIG, J.; SCHECHNER, K. (1911): Die Wühlmaus: ihre Lebensweise und Bekämpfung. Herausgeg. v. Landesobstbauverein Niederösterreich, Wien (W. FRICK).
- MEHL, S. (1939): Die Wühlmaus. Prakt. Bl. PflBau PflSchutz 17, 27—51.
- (1950): Die Wühlmaus (*Arvicola terrestris* Linné = *A. amphibius* Linné). Flugbl. C2, biol. Bundesanst. Braunschweig.
- MESCH, H. (1969): Die Große Wühlmaus und Möglichkeiten zu ihrer Bekämpfung. Obstbau, Berlin, 9, 168—173.
- MEYLAN, A. (1965): Les terriers de trois espèces de petits mammifères. Agric. romande, Sér. A, 4, 48.
- MEYLAN, A.; MOREL, J.; PRAZ, J. C. (1971): Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Valais. (Mammalia, Rodentia). Bull. Murithienne 88, 69—82.
- MOREL, J. (1976): sous presse.
- MOREL, J.; MEYLAN, A. (1970): Une pullulation de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris* [L.]) (Mammalia, Rodentia). Rev. suisse Zool. 77, 705—712.
- PANTELEYEV, P. A. (1968): Population Ecology of Water Vole and measures of control. Akademia Nauk SSSR, Moskva. (Russ.).
- VAGT, W. (1960): Ganguntersuchungen als Voraussetzung für eine sichere Bekämpfung der *Arvicola terrestris* L. Verh. IV. Int. PflSchutz-Kongr. Hamburg 1957, 2, 1367—1370.
- WESTERMEIER (1934): Starkes Auftreten der Wühlmaus und deren Bekämpfung. Z. PflKrankh. PflPath. PflSchutz 44, 556—558.
- Adresse de l'auteur: J.-P. AIROLDI, Service de Zoologie des Vertébrés, Station fédérale de Recherches agronomiques de Changins, CH — 1260 Nyon

Zur Verhaltensontogenese bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae)¹

Von R. LÖHMER

Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover
(Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs)

Eingang des Ms. 10. 3. 1975

Einleitung

Verhaltensontogenetische Untersuchungen sind bisher nur an wenigen Vertretern der Procyoniden durchgeführt worden (EWER 1973). Beobachtungen zum Katzenfrett (*Bassariscus* Coues, 1887) liegen von RICHARDSON (1942) und TAYLOR (1954) vor.

¹ Vortrag auf der 48. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde am 25. 9. 1974 in Antwerpen (erweiterte Fassung).